



**Universidad Zaragoza**

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE FÍSICA DE LA MATERIA CONDENSADA

# **DINÁMICA Y ESTRUCTURA DE METAPOBLACIONES COMPLEJAS.**

Ángel Reyero Jimenez  
14 SEPTIEMBRE 2017

DIRECTORES:

Jesús Gómez Gardes

Roberto Barrio Gil

---



# Índice

1. Introducción	1
2. Modelos de competición entre especies.	3
3. Modelo microscópico de competición.	9
4. Movilidad entre subpoblaciones.	18
5. Conclusiones y aplicaciones.	23
Bibliografía	24



# 1. Introducción

En las últimas décadas ramas científicas diferentes como la física, las matemáticas y la biología han ido uniendo sus caminos progresivamente, aumentando así el numero y calidad de los trabajos interdisciplinarios. La influencia que la física y las matemáticas han tenido en el estudio de sistemas biológicos es evidente <sup>[1]</sup>. Desde los avances en bioquímica apoyados en los progresos de la física computacional, aplicados a estudiar el plegamiento de proteínas o el diseño de fármacos, hasta el estudio del funcionamiento de nuestro cerebro a través de modelos de redes complejas no lineales <sup>[2] [3]</sup>, pasando por la ecuación de modelos estocásticos compartimentales para la detección y prevención de epidemias a nivel global <sup>[4]</sup>. Otro campo donde el enfoque físico-estadístico y no lineal ha jugado un papel relevante es el de la dinámica de poblaciones en ecología.

Desde que en 1798 el economista Thomas Robert Malthus publicara su obra titulada “*An Essay on the Principle of Population*” <sup>[5]</sup>, donde presentaba una ecuación diferencial para predecir el crecimiento de la población humana a escala mundial hasta nuestros días, ha habido grandes avances en cuanto al estudio de las poblaciones y su variación a lo largo del tiempo. El punto de partida en los textos académicos para el estudio de la evolución dinámica de un sistema ecológico suele ser el modelo de Malthus del crecimiento exponencial, que aunque innovador en su tiempo, se demostró irreal. Realizando la asunción lógica de que el sistema tiene una capacidad máxima, obtenemos un modelo más realista que es el modelo logístico <sup>[6]</sup>, el cual desarrollamos más adelante.

A partir del modelo logístico para el crecimiento de una población aislada, añadiendo otras especies e interacciones entre ellas, se han desarrollado otros modelos académicos para el estudio de la dinámica de las poblaciones en ecosistemas, los denominados modelos de Lotka-Volterra <sup>[7] [8]</sup>, cuyas ecuaciones se utilizan para explicar una de las interacciones de las especies animales en la naturaleza, la competición por el alimento.

Estos modelos aparecen formulados “*ad hoc*” y su justificación se fundamenta en que la dinámica observada presenta comportamientos similares a los experimentales. Es así como alcanzamos lo que será el punto central de nuestro trabajo, la aplicación de un modelo mecanicista para la obtención de una justificación a escala microscópica (entendiendo microscópica como un individuo en una colectividad) de las ecuaciones del modelo de Lotka-Volterra de competición.

Por lo tanto, el primer paso fue decidirnos por construir un modelo de simulación de agentes que actuara bajo las mismas condiciones con las que se plantean tanto el modelo logístico como el modelo de Lotka-Volterra, para intentar comprender, siempre desde las limitaciones de la simulación, qué ocurre en esos sistemas a un nivel microscópico.

Así surge la necesidad de establecer un modelo markoviano que consolide, y en cierta forma avale, nuestros resultados. Así mismo demostraremos que los modelos originales de Lotka-Volterra son un caso límite de nuestra formulación microscópica .

Como colofón hemos añadido movilidad a nuestros agentes en un modelo con dos hábitats, que podría ser utilizado como punto de partida para posibles estudios más aplicados en ecosistemas reales y con interacciones más complejas (no solo de competición). El trabajo concluye con una pequeña discusión de los resultados y un posible enfoque a cómo se podría profundizar en el estudio de lo que hemos planteado.

## 2. Modelos de competición entre especies.

### Modelo Logístico.

El modelo más simple que se puede considerar para el crecimiento de una población es el propuesto por Malthus <sup>[5]</sup>, que se basa en considerar que la población crece de forma:

$$\dot{N} = rN,$$

donde  $N(t)$  es la población, que definimos siempre como positiva o cero, y  $r$  una constante positiva. Este modelo predice un crecimiento exponencial, de forma que:

$$N(t) = N_0 \exp^{rt},$$

siendo  $N_0$  la población inicial.

Es lógico asumir que este crecimiento exponencial no puede durar para siempre ya que los sistemas, por lo general, no crecen indefinidamente y los sistemas ecológicos no son una excepción. Para modelar los efectos de la superpoblación y de los límites de los recursos biológicos se puede asumir que el ratio de crecimiento per capita  $\frac{\dot{N}}{N}$  decrece de forma lineal con la población para  $N$  suficientemente alto. Esto produce que el sistema sature alcanzando un máximo permitido de población, al que se denomina capacidad de carga del sistema <sup>[9]</sup>. De esta forma aparece el llamado modelo logístico <sup>[6]</sup>.

El modelo logístico contiene las siguientes hipótesis: la independencia del género para la reproducción, la existencia de un recurso en el sistema que obliga a la competición entre individuos, como puede ser el alimento o incluso un territorio apto para la reproducción, y la exclusión de cualquier causa de muerte que no sea por competición, es decir, depredadores, muertes accidentales o vejez. Estas características se resumen en la ecuación diferencial siguiente:

$$\dot{N}(t) = \frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{C} \right), \quad (2.1)$$

cuya solución analítica viene dada por la siguiente expresión:

$$N(t) = \frac{r \exp^{r(C+t)}}{1 + \frac{r}{C} \exp^{r(C+t)}}. \quad (2.2)$$

Dada una población cuyo crecimiento se rija por la ecuación (2.1), la evolución temporal mostrará un comportamiento como el de la figura (2.1), siendo esta una solución con dos parámetros libres ( $r, C$ ) que determinan la población máxima y los cambios de pendiente como se puede observar en la figura (2.2).

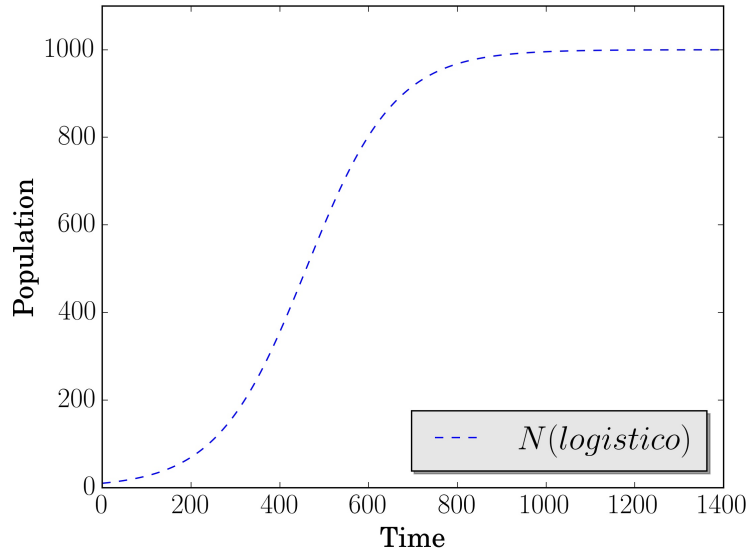


Figura 2.1: **Solución figura de la ecuación logística.** En la figura podemos observar la curva de tipo sigmoidea característica de estos sistemas. Curva obtenida para los valores de los parámetros libres,  $r = 0,01$  y  $C = 1000$ .

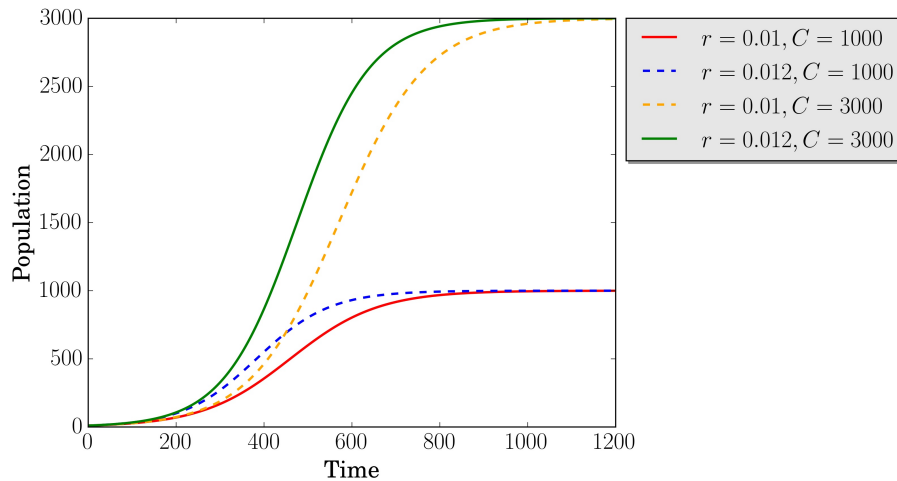


Figura 2.2: **Comparativa para varios parámetros.** En esta imagen podemos observar cómo varía la curva al variar  $r$  y  $C$ .

Nos gustaría resaltar que, al ser estos sistemas poco sensibles a las condiciones iniciales (C.I.), todas las figuras del trabajo tienen como C.I. el valor 10.



La solución de este modelo depende del valor de los dos parámetros libres, obteniendo dos estados finales posibles que se definen como dos puntos fijos en el espacio de fases que hemos dibujado en la figura (2.3). El primero sería que la población se reduzca a cero (extinción), lo cual solo es posible para una tasa de crecimiento nula ( $r = 0$ ) o una población inicial cero ( $N_0 = 0$ ), es decir, es una solución trivial de nuestro sistema que no consideraremos. El segundo punto es del tipo llamado punto fijo estable. En este tipo de puntos la población alcanza un valor máximo estacionario, para el cual la población se estabiliza. Este punto es el que hemos denominado capacidad de carga.

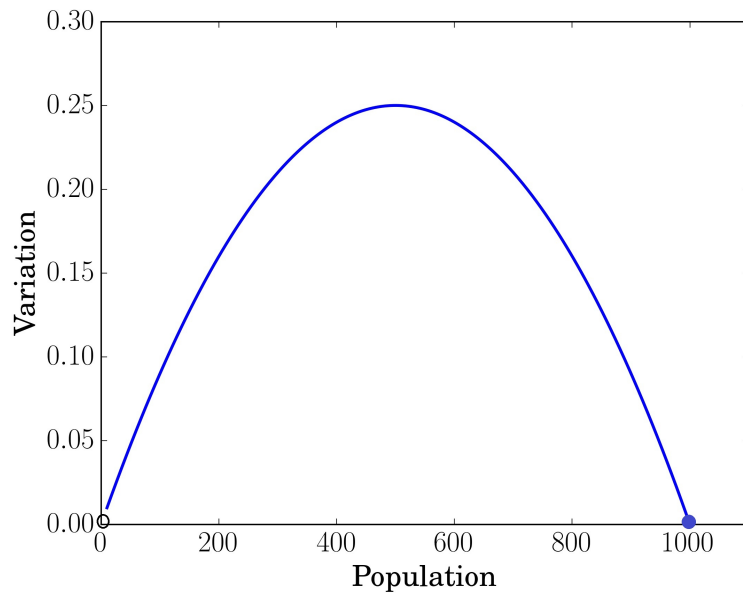


Figura 2.3: **Espacio de fases del modelo logístico.** En esta imagen se representa el crecimiento frente a la población (espacio de fases). Se observa que tiene un punto fijo estable para población 1000 y un punto fijo inestable en el origen de coordenadas. Esta imagen esta obtenida para  $r = 0,01$  y  $C = 1000$ .

El modelo logístico es un ejemplo de modelo continuo con el que se puede modelizar las poblaciones que cumplan las condiciones antes indicadas. Se puede observar que es un modelo no lineal, cualidad que nos acompañara durante todo el trabajo. Este modelo puede comprobarse experimentalmente en colonias de bacterias que se hagan crecer en entornos controlados y poblaciones con un ciclo de vida simple como las bacterias<sup>[10]</sup>. Sin embargo, cuando consideramos sistemas con más especies tenemos que cambiar de modelo, así pasamos al modelo Lotka-Volterra.

## Modelo Lotka-Volterra de competición.

El modelo que comentamos en este apartado es utilizado para estudiar la competición entre varias especies por el mismo recurso. Este modelo fue desarrollado independientemente por A.J. Lotka <sup>[7]</sup> y V. Volterra <sup>[8]</sup>.

En este modelo se realizan las mismas consideraciones que en el modelo anterior pero con dos especies, cuyas poblaciones denominamos  $A(t)$  y  $B(t)$ . Estas consideraciones son igualmente la independencia del género para la reproducción, la existencia de un recurso por el cual los individuos de ambas especies necesitan competir y la exclusión de muertes que no sean por competición.

Todas estas condiciones se reúnen en el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned}\dot{A}(t) &= r_{A_0} \cdot A(t) - \frac{r_{A_0}}{C_A} \cdot A^2(t) - \frac{r_{A_0}\alpha}{C_A} \cdot B(t) \cdot A(t), \\ \dot{B}(t) &= r_{B_0} \cdot B(t) - \frac{r_{B_0}}{C_B} \cdot B^2(t) - \frac{r_{B_0}\beta}{C_B} \cdot B(t) \cdot A(t),\end{aligned}\tag{2.3}$$

en el cual se duplican la cantidad de parámetros libres  $(r_{A_0}, r_{B_0}, C_A, C_B)$  con respecto al modelo logístico y aparecen dos nuevos parámetros  $(\alpha, \beta)$ , que representan el efecto de competición <sup>[11]</sup> entre ambas especies.

Como se puede observar, este modelo se puede entender como la combinación resultante de aplicar el modelo logístico a dos especies separadas, añadiendo una interacción entre estas dos especies (tercer término en la parte de la derecha de las ecuaciones (2.3)).

Para resolver este tipo de sistemas se recurre a hallar los puntos fijos del sistema, es decir, encontrar los valores de las poblaciones para los que la variación temporal de todas las variables es cero simultáneamente. Una vez determinados, se calcula la matriz de las primeras derivadas de nuestro sistema respecto de las variables de población, llamada matriz Jacobiana. Esta matriz es dependiente de las poblaciones y de nuestros parámetros libres y se evalúa en cada punto fijo.

Para cada punto fijo resolvemos la ecuación de valores propios para estudiar el carácter de la matriz y su determinante. Estos valores nos informan del comportamiento de los puntos fijos, es decir, nos indican si son estables o inestables. Nosotros no vamos presentar todos los cálculos para obtener estos puntos debido a que no es el objetivo de este trabajo y pueden ser fácilmente encontrados en la literatura <sup>[9] [11] [12] [13]</sup>. Sin embargo, sí vamos a presentar soluciones gráficas obtenidas por medio de integración numérica de las ecuaciones (2.3) y también los puntos fijos del sistema, debido a que esta información la necesitaremos más adelante. Hemos dibujado el espacio de fases del sistema que podemos observar en la figura (2.4). En ella aparecen ejemplos de los tres tipos de trayectorias que podemos observar desde las mismas condiciones iniciales.

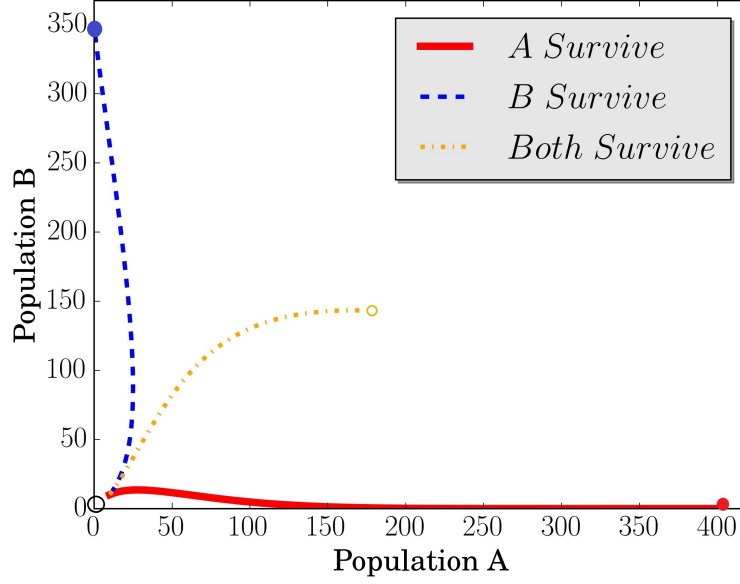


Figura 2.4: **Plano de fases del modelo L-V.** En la figura podemos observar las trayectorias en el espacio de fase para tres casos concretos. Todas las trayectorias acaban en los puntos fijos de nuestro sistema, siendo la curva central la que finaliza en el punto fijo inestable. Parámetros de la curva inferior:  $r_{A_0} = 0,02$ ,  $C_A = 400$ ,  $r_{B_0} = 0,18$ ,  $C_B = 60$ ,  $\alpha = 0,02$ ,  $\beta = 1,6$ . Parámetros de la curva central:  $r_{A_0} = 0,01$ ,  $C_A = 200$ ,  $r_{B_0} = 0,015$ ,  $C_B = 150$ ,  $\alpha = 0,13$ ,  $\beta = 0,04$ . Parámetros de la curva superior:  $r_{A_0} = 0,03$ ,  $C_A = 60$ ,  $r_{B_0} = 0,035$ ,  $C_B = 350$ ,  $\alpha = 0,4$ ,  $\beta = 0,01$ .

Al ser este modelo competitivo, los puntos fijos que representan los estados finales de nuestro sistema al estudiar la evolución temporal son cuatro:

- El primero de los puntos es la solución trivial a nuestro sistema, correspondiente a tasas de reproducción nulas o poblaciones iniciales nulas, lo que lo sitúa en el espacio de fases en el punto  $(0, 0)$ , este punto no es relevante para nuestro trabajo.
- Los dos siguientes puntos son las soluciones equivalentes al modelo logístico. Estos puntos se corresponden con la supervivencia de una de las dos especies. Como se puede observar en las gráficas (2.5) y que corresponden en el plano de fases a los puntos  $(C_A, 0)$ ,  $(0, C_B)$ . Estos dos puntos son estables, es decir, en un sistema con los parámetros adecuados, ninguna perturbación impide que la evolución temporal acabe en esos puntos.
- El último de los puntos es la supervivencia de las dos especies como podemos observar en la figura (2.6). Este caso es un equilibrio inestable, llamado de tipo punto silla, corresponde en el plano de fases al punto  $(\frac{C_A - \alpha C_B}{1 - \alpha\beta}, \frac{C_B - \beta C_A}{1 - \alpha\beta})$ . Al ser un equilibrio de tipo inestable, cualquier pequeña perturbación desplaza la solución final a uno de los dos casos anteriores.

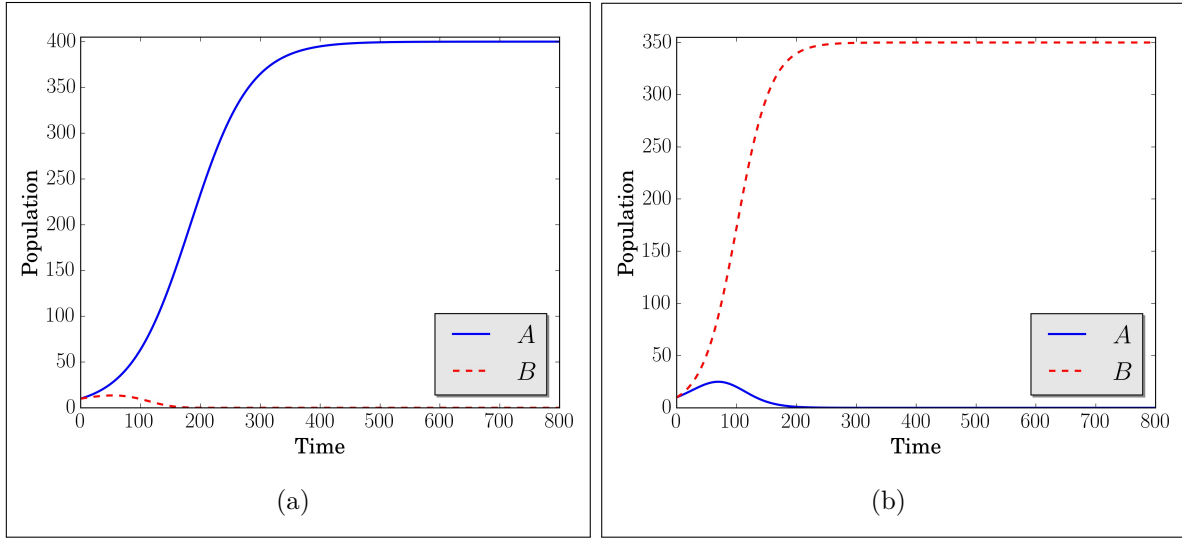


Figura 2.5: **Representación gráfica del modelo L-V** . Podemos observar en la imagen a) como para valores de  $r_{A_0} = 0,02$ ,  $C_A = 400$ ,  $r_{B_0} = 0,18$ ,  $C_B = 60$ ,  $\alpha = 0,02$ ,  $\beta = 1,6$ , solamente sobrevive la especie  $A$ . En la imagen b) para valores de los parámetros  $r_{A_0} = 0,03$ ,  $C_A = 60$ ,  $r_{B_0} = 0,035$ ,  $C_B = 350$ ,  $\alpha = 0,4$ ,  $\beta = 0,01$ , solamente sobrevive la especie  $B$ . Estas son las dos gráficas correspondientes a que la trayectoria de nuestro sistema en el plano de fase acabe en uno de los puntos fijos estables.

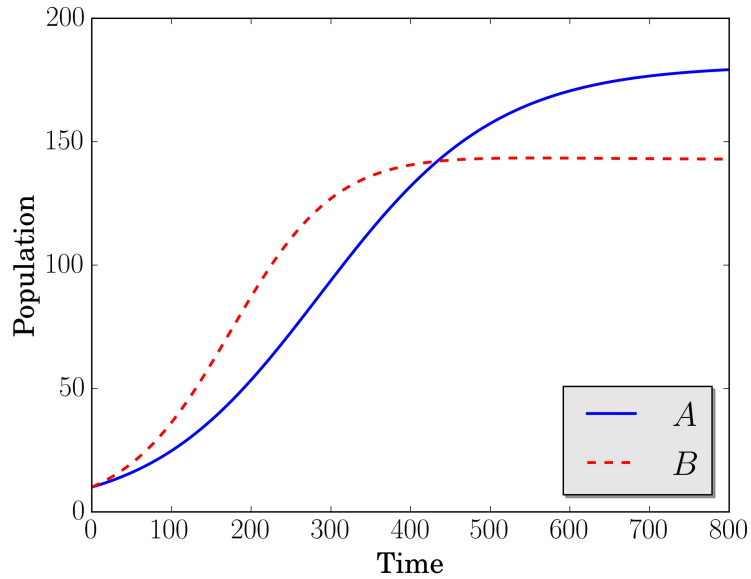


Figura 2.6: **Representación gráfica del modelo L-V**. En la imagen se observa el caso que ambas especies sobreviven. Parámetros utilizados  $r_{A_0} = 0,01$ ,  $C_A = 200$ ,  $r_{B_0} = 0,015$ ,  $C_B = 150$ ,  $\alpha = 0,13$ ,  $\beta = 0,04$ .

### 3. Modelo microscópico de competición.

Como hemos comentado en las secciones precedentes, estos modelos son de gran utilidad para describir ciertos tipos de sistemas donde la interacción entre sus componentes es de competición. Sin embargo, estos modelos aparecen en la literatura descritos como ecuaciones diferenciales cuyos términos se justifican a partir de los comportamientos observados para la evolución temporal de sus poblaciones. Estos modelos carecen, por tanto, de una justificación de primeros principios, y es en este punto donde nuestro trabajo pretende presentar un pequeño avance.

Con este objetivo definiremos un modelo de agentes que imitará el comportamiento de las especies a escala microscópica, manteniendo los supuestos que sustentan los modelos precedentes, para intentar obtener los mismos resultados y, a su vez, comprobar si en algún punto aparecen diferencias con estos modelos. Así mismo, desarrollaremos unas ecuaciones de Markov que, a nuestro juicio, rigen el comportamiento de nuestro modelo microscópico. Con estas ecuaciones podremos recuperar los modelos precedentes, como explicaremos en los dos siguientes apartados. De esta forma, obtenemos un marco teórico desde el cual, recuperaremos los resultados anteriores y obtendremos un nuevo marco fundamentado en primeros principios. Sin más preámbulos pasamos a describir las dos partes del modelo realizado.

#### Modelo mecanicista.

Dado que vamos a basar nuestro modelo en procesos estocásticos a nivel microscópico necesitamos obtener las probabilidades con las que trabajaremos. La primera probabilidad está relacionada con la tasa de crecimiento de la especie, denominada en el modelo logístico  $r$ . Mientras en el modelo logístico el valor de la tasa de crecimiento es cualquier número natural, nosotros necesitamos que sea una probabilidad, por lo que nuestro valor deberá estar acotado entre cero y uno. Hemos denominado a esta probabilidad  $P(\text{nacer}) = r_N$  y representará la probabilidad de que un individuo se reproduzca, dando lugar a dos individuos.

La segunda probabilidad que utilizaremos es un poco más difícil de obtener, dado que será la probabilidad de muerte por encuentro, por lo que tendremos que estar seguros de contabilizar todos los posibles casos. Si denominamos a la probabilidad de morir por encuentro de un individuo con otro de la misma especie como  $\lambda$ , la probabilidad de no morir será  $(1 - \lambda)$ . Como tenemos que valorar todos los encuentros posibles con los demás individuos, la probabilidad de sobrevivir a todos los encuentros será el producto a todos los posibles miembros de la población, considerándolos equivalentes para este cálculo, por lo que la probabilidad de no morir vendrá dada por la siguiente igualdad:

$$\prod_1^{N[t]-1} [1 - \lambda] = [1 - \lambda]^{(N[t]-1)}.$$

Con esta obtenemos la probabilidad de morir por encuentro como el complementario, es decir:  $P(\text{muerte}) = 1 - [1 - \lambda]^{(N[t]-1)}$ . Esta probabilidad será variable en el tiempo, ya que depende de la población a tiempo  $t$  y en las simulaciones se deberá realizar el calculo de su valor en cada paso temporal.

Para estudiar lo comentado hasta ahora, desarrollamos un programa que deberá evaluar la evolución de la población desde el tiempo  $t$  al tiempo  $t + 1$ . Específicamente, realizaremos un algoritmo cuyo núcleo repita en bucle las siguientes directrices:

- i) Calcular las probabilidades de muerte.
- ii) “Preguntar” a cada agente “vivo” en este punto del programa si se reproduce y/o se muere. Esto lo simulamos moviéndonos por todos los agentes en tiempo  $t$  y mediante funciones externas, calculando números aleatorios que compararemos con la probabilidad de reproducción  $P(\text{nacer})$  y con la probabilidad actual de muerte  $P(\text{muerte})$ .
- iii) Variar la población con los resultados obtenidos del paso ii) y utilizar este resultado como inicialización de la siguiente iteración .

Así, después de  $n$  pasos de tiempo (con  $n$  suficientemente grande), nuestro sistema alcanzará la saturación.

## Modelo Markoviano.

### Caso para una especie. Recuperación del modelo logístico.

Conocidas las probabilidades, podemos definir una ecuación de tipo Markov que describa el comportamiento de nuestro sistema. Esta evolución temporal puede formularse a través de la siguiente ecuación:

$$N(t + 1) = N(t) + r_N \cdot N(t) - N(t) \cdot [1 - (1 - \lambda)^{(N(t)-1)}]. \quad (3.1)$$

El término en el lado izquierdo de la igualdad representa la población a tiempo  $t + 1$ . Los términos a la derecha de la igualdad son la población a tiempo  $t$  y, el valor esperado de los individuos nacidos, a lo que le restamos el valor esperado de los agentes muertos.

Aunque la ecuación es diferente a la del modelo logístico, comparte una característica con ella, tienen el mismo numero de puntos fijos El primer punto que encontramos es la solución para población nula, esta solución es típica de estos tipos de sistemas. El segundo punto que encontramos es para  $N = \frac{\ln(1-r_N)}{\ln(1-\lambda)}$ . Este punto será nuestro máximo de población como demostrarán las simulaciones mas adelante. Podemos sustituir los parámetros de nuestro modelo y observar que encontramos el mismo valor que para la capacidad de carga del modelo logístico, dentro de un cierto rango como veremos en las simulaciones.

Partiendo de nuestra ecuación para una especie, podemos recuperar la ecuación del modelo logístico como demostramos a continuación. Realizaremos para empezar dos consideraciones, la primera es que la probabilidad de morir de un individuo es muy pequeña, es decir  $\lambda \ll 1$ . Esta hipótesis nos permite reescribir la ecuación (3.1) como:

$$N(t+1) = N(t) + r_N \cdot N(t) - N(t) \cdot [1 - (1 - \lambda \cdot (N(t) - 1))].$$

La segunda hipótesis es que nuestra población es suficientemente grande, es decir  $N(t) \gg 1$ .

$$N(t+1) = N(t) + r_N \cdot N(t) - N(t) \cdot [\lambda \cdot N(t)],$$

$$N(t+1) - N(t) = r_N \cdot N(t) - \lambda \cdot N^2(t),$$

Si ahora pasamos a tiempo continuo  $\dot{N} = N(t+1) - N(t)$ :

$$\dot{N} = r_N \cdot N - \lambda \cdot N^2.$$

Ahora resolviendo para el caso estacionario  $N(t+1) = N(t)$ :

$$\dot{N} = 0 = r_N \cdot N - \lambda \cdot N^2,$$

$$r_N \cdot N = \lambda \cdot N^2.$$

Obtenemos dos soluciones: la trivial  $N = 0$ , y  $N = \frac{r_N}{\lambda} = C$ . Este segundo punto fijo será la capacidad máxima del sistema, la llamada capacidad de carga del modelo logístico.

Así obtenemos:

$$\dot{N} = r_N \cdot N - \lambda \cdot N^2 = r_N \cdot N \left(1 - \frac{\lambda N}{r_N}\right) = r \cdot N \left(1 - \frac{N}{C}\right),$$

donde en el último paso hemos realizado el cambio,  $r_N = r$ , por analogía al modelo logístico.

Consiguiendo nuestro objetivo de recuperar la ecuación (2.1) y teniendo así una base donde comparar nuestros resultados.

En este apartado se ha determinado un resultado nuevo. Ahora tenemos un cálculo teórico de la capacidad de carga del sistema como función de los parámetros microscópicos, que son la tasa de reproducción y de la tasa de muerte, en lugar de ser un parámetro predefinido que colocábamos para realizar el estudio del sistema.

## Caso de dos dimensiones. Recuperación del modelo L-V.

A partir de lo realizado para una sola especie, podemos reformular nuestro modelo para utilizarlo entre dos especies que compiten por el mismo alimento, añadiendo al igual que en el modelo de Lotka-Volterra un término que cuantifique el efecto de competición en el encuentro entre distintas especies. Para ello hemos realizado las mismas suposiciones que comentamos en el modelo de Lotka-Volterra y, por lo tanto, hemos tenido que añadir términos que cuantifiquen la fuerza relativa que tendrán los agentes de cada especie en el momento de encontrarse con los competidores de la otra especie, y no sólo con los de su misma especie como en el caso anterior.

Consideramos que nuestro modelo se corresponde con el sistema de ecuaciones (3.2) que, como demostraremos en los resultados de las simulaciones, coinciden muy bien con nuestro modelo mecanicista, pudiendo reducir al caso de una sola especie sin más que hacer cero tanto la población  $B$  como la probabilidad de muerte por encuentro de un individuo de  $A$  con uno de  $B$ .

$$\begin{aligned} A(t+1) &= A(t) + r_A \cdot A(t) - A(t) \cdot \left[ 1 - (1 - \lambda_{AA})^{(A(t)-1)} \cdot (1 - \lambda_{AB})^{(B(t))} \right], \\ B(t+1) &= B(t) + r_B \cdot B(t) - B(t) \cdot \left[ 1 - (1 - \lambda_{BB})^{(B(t)-1)} \cdot (1 - \lambda_{BA})^{(A(t))} \right]. \end{aligned} \quad (3.2)$$

Siendo  $r_i$  las probabilidades de reproducción de cada especie,  $\lambda_{ii}$  las probabilidades de muerte con individuos de la misma especie y  $\lambda_{ij}$  los parámetros que miden el efecto de competición, siendo tratados como las probabilidades de muerte por encuentro entre elementos de distintas especies. Con  $i, j = A, B$ .

Al igual que con el modelo para una especie, hemos obtenido los puntos fijos de este sistema, siendo el primero un equilibrio inestable localizado en el origen del plano de fases  $(0, 0)$ , dos puntos fijos estables en los ejes que corresponden con los casos de que una especie prevalezca sobre su competidora  $\left( \frac{\ln(1-r_A)}{\ln(1-\lambda_{AA})}, 0 \right)$   $\left( 0, \frac{\ln(1-r_B)}{\ln(1-\lambda_{BB})} \right)$  y un punto fijo inestable correspondiente al caso en el que ambas especies sobreviven:

$$\left( \frac{\ln(1-r_A)\ln(1-\lambda_{BB}) - \ln(1-r_B)\ln(1-\lambda_{AB})}{\ln(1-\lambda_{AA})\ln(1-\lambda_{BB}) - \ln(1-\lambda_{AB})\ln(1-\lambda_{BA})}, \frac{\ln(1-r_B)\ln(1-\lambda_{AA}) - \ln(1-r_A)\ln(1-\lambda_{BA})}{\ln(1-\lambda_{AA})\ln(1-\lambda_{BB}) - \ln(1-\lambda_{AB})\ln(1-\lambda_{BA})} \right)$$

Estos puntos coinciden numéricamente con los proporcionados por las ecuaciones de Lotka-Volterra como veremos más adelante en las simulaciones.

A continuación demostraremos que podemos recuperar las ecuaciones de Lotka-Volterra, realizando, como en el caso de una especie, dos consideraciones. La primera es que la probabilidad de morir de un individuo cuando se encuentra con otro de cualquiera de las especies es pequeña,  $\lambda_{ij} \ll 1$ :

$$\begin{aligned} A(t+1) &= A(t) + r_A \cdot A(t) - A(t) \cdot [1 - (1 - \lambda_{AA} \cdot (A(t) - 1)) \cdot (1 - \lambda_{AB} \cdot B(t))] \\ B(t+1) &= B(t) + r_B \cdot B(t) - B(t) \cdot [1 - (1 - \lambda_{BB} \cdot (B(t) - 1)) \cdot (1 - \lambda_{BA} \cdot A(t))] \end{aligned}$$



La segunda consideración es que nuestra población será lo suficientemente grande, es decir,  $A(t), B(t) \gg 1$ . De esta forma las anteriores ecuaciones se transforman en:

$$\begin{aligned} A(t+1) &= A(t) + r_A A(t) - A(t) \cdot [1 - (1 - \lambda_{AA} \cdot A(t) - \lambda_{AB} \cdot B(t) + \lambda_{BB} \cdot \lambda_{AB} \cdot A(t) \cdot B(t))], \\ B(t+1) &= B(t) + r_B B(t) - B(t) \cdot [1 - (1 - \lambda_{BB} \cdot B(t) - \lambda_{BA} \cdot A(t) + \lambda_{BB} \cdot \lambda_{BA} \cdot B(t) \cdot A(t))]. \end{aligned}$$

Despreciando términos de segundo orden en las probabilidades de muerte:

$$\begin{aligned} A(t+1) &= A(t) + r_A A(t) - A(t) \cdot \left[ \cancel{\lambda} - \cancel{\lambda} - \lambda_{AA} \cdot A(t) - \lambda_{AB} \cdot B(t) + \lambda_{AA} \cdot \lambda_{AB} \cdot A(t) \cdot B(t) \right] \approx 0, \\ B(t+1) &= B(t) + r_B B(t) - B(t) \cdot \left[ \cancel{\lambda} - \cancel{\lambda} - \lambda_{BB} \cdot B(t) - \lambda_{AB} \cdot A(t) + \lambda_{BA} \cdot \lambda_{BB} \cdot B(t) \cdot A(t) \right] \approx 0, \end{aligned}$$

obtenemos:

$$\begin{aligned} A(t+1) &= A(t) + r_A \cdot A(t) - A(t) \cdot [\lambda_{AA} \cdot A(t) + \lambda_{AB} \cdot B(t)], \\ B(t+1) &= B(t) + r_B \cdot B(t) - B(t) \cdot [\lambda_{BB} \cdot B(t) + \lambda_{BA} \cdot A(t)]. \end{aligned}$$

Tomando tiempo continuo en las anteriores ecuaciones obtenemos:

$$\begin{aligned} \dot{A} &= r_A \cdot A(t) - \lambda_{AA} \cdot A^2(t) - \lambda_{AB} \cdot B(t) \cdot A(t), \\ \dot{B} &= r_B \cdot B(t) - \lambda_{BB} \cdot B^2(t) - \lambda_{BA} \cdot A(t) \cdot B(t). \end{aligned}$$

Por analogía con el modelo logístico en una dimensión, podemos asociar los valores de nuestros parámetros a los característicos de Lotka-Volterra.

Explícitamente:  $r_A = r_{A_0}$ ,  $r_B = r_{B_0}$ ,  $\lambda_{AA} = \frac{r_{A_0}}{C_A}$ ,  $\lambda_{BB} = \frac{r_{B_0}}{C_B}$ ,  $\lambda_{AB} = \frac{r_{A_0} \alpha}{C_A}$  y  $\lambda_{BA} = \frac{r_{B_0} \beta}{C_B}$ .

Con lo que obtenemos:

$$\begin{aligned} \dot{A} &= r_{A_0} \cdot A(t) - \frac{r_{A_0}}{C_A} \cdot A^2(t) - \frac{r_{A_0} \alpha}{C_A} \cdot B(t) \cdot A(t) \\ \dot{B} &= r_{B_0} \cdot B(t) - \frac{r_{B_0}}{C_B} \cdot B^2(t) - \frac{r_{B_0} \beta}{C_B} \cdot A(t) \cdot B(t) \end{aligned}$$

Como podemos observar, las ecuaciones resultantes coinciden con las ecuaciones de Lotka-Volterra (ver ecuaciones (2.3)), demostrando que la formulación microscópica propuesta esta bien fundamentada. En el anexo hemos incluido la derivación del modelo microscópico para  $N$  especies en competición.

## Simulaciones y resultados.

A continuación procedemos a simular numéricamente el modelo microscópico y a resolver la evolución temporal derivada de nuestro modelo Markoviano. Respecto a la simulación del modelo microscópico, cabe resaltar que no hemos realizado el nivel más fino de una resolución Monte-Carlo, ya que, en cada paso temporal, no recorremos todas las parejas de individuos comparando un número aleatorio con la probabilidad de muerte  $\lambda_{ii}$ . Para ahorrar tiempo de computación recorremos cada individuo y computamos su probabilidad de muerte  $1 - (1 - \lambda_{ii})^{(i(t)-1)}$ , asociada a una interacción de campo medio con  $i - 1$  individuos. Hemos comprobado que esta aproximación no afecta a nuestros resultados y nos permite trabajar con más fluidez en las simulaciones.

Dada la naturaleza estocástica del modelo microscópico, hemos tenido que realizar promedios de distintas realizaciones. La figura (3.1) nos da idea de cómo resulta el proceso sin promediar, comparando la dinámica de una sola realización del modelo microscópico con la solución de la ecuación logística.

A partir de este momento las gráficas que ilustren la evolución temporal del modelo microscópico corresponderán al promedio de cincuenta realizaciones. De esta forma podremos comparar la solución del modelo microscópico, de la ecuación de Markov asociada y de las ecuaciones logística y de Lotka-Volterra.

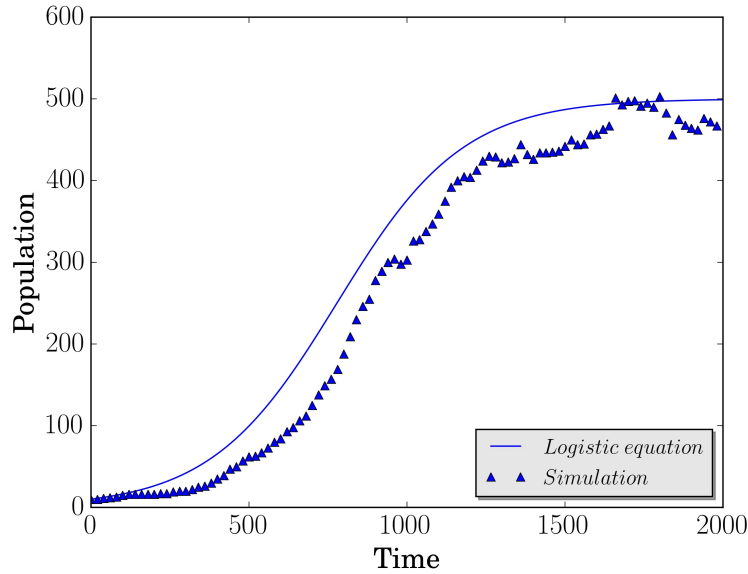


Figura 3.1: **Comparativa sin promedios.** Podemos observar cómo tenemos variaciones estocásticas debido al proceso de Monte-Carlo. Parámetros  $r = r_N = 0,01$ ,  $\lambda = 1 \cdot 10^{-5}$  y  $C = 500$ .

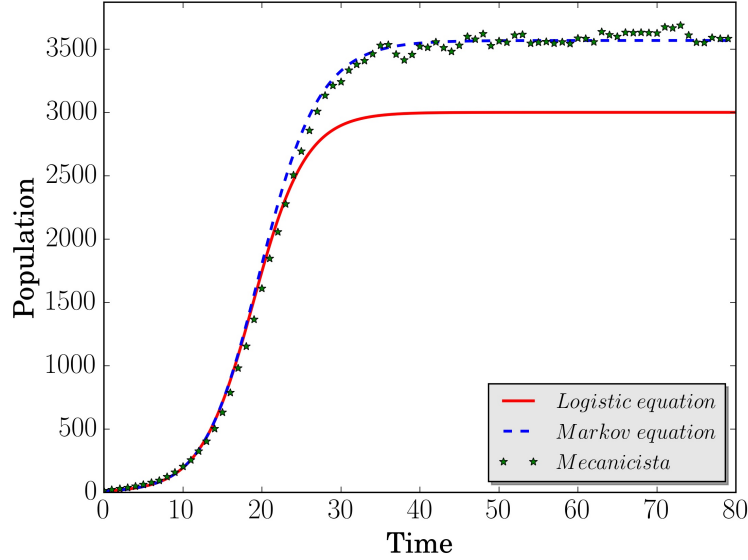


Figura 3.2: **Discrepancia entre los modelos.** En este caso vemos discrepancias entre nuestro modelo y el modelo logístico. Los parámetros para los que se han obtenido esta curva son:  $r = r_N = 0,3$ ,  $\lambda = 1 \cdot 10^{-4}$  y  $C = 3000$ .

Comenzamos con la comparación de nuestro modelo microscópico y de la ecuación de Markov asociada con los resultados de la ecuación logística. En este caso es digno resaltar que cuando la tasa de reproducción es alta (a partir del 20 %), nuestro modelo microscópico muestra discrepancias con el resultado de la ecuación logística. Como se puede observar en la figura (3.2), nuestro modelo microscópico predice una población final mayor que la que arroja la ecuación logística. Entendemos que esta discrepancia se debe a que la ecuación logística es una aproximación del modelo microscópico, como hemos comprobado anteriormente en la recuperación teórica de los modelos. En esta recuperación hemos asumido la aproximación  $(1 - (1 - \lambda)^{N(t)}) \approx \lambda N(t)$ , esta aproximación da cuenta de que la ecuación logística sobrevalora la probabilidad de muerte y, de ahí, que la población final de esta ecuación sea significativamente menor que la que obtenemos con el modelo microscópico. Sin embargo, cuando los parámetros de reproducción y de muerte son moderados, la ecuación logística coincide exactamente con lo obtenido en las simulaciones del modelo microscópico y las ecuaciones de Markov, como se puede observar en la figura (3.3).

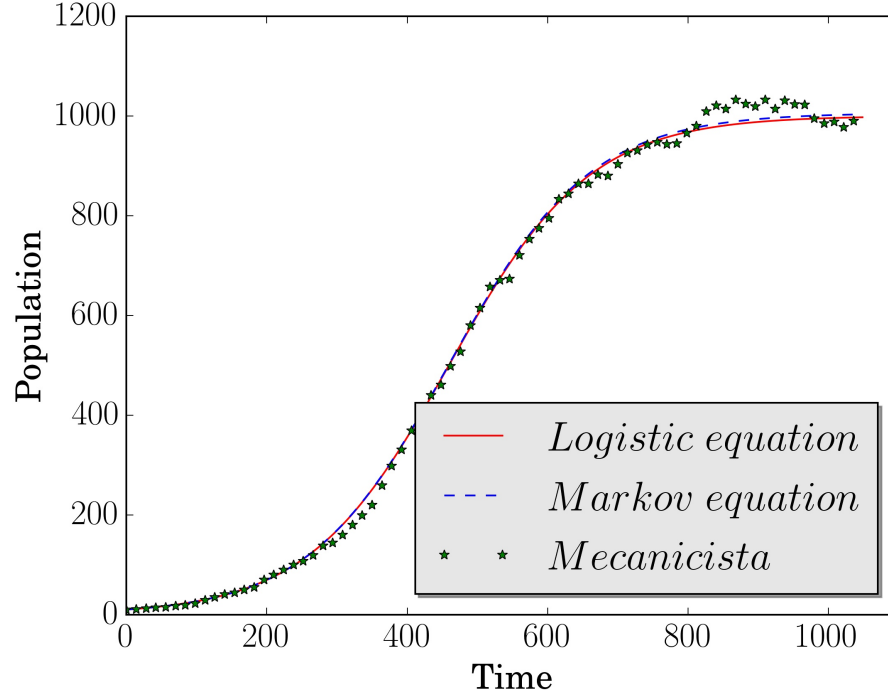


Figura 3.3: **Comparativa con el modelo logístico.** En este caso comparamos el modelo logístico con nuestro modelo mecanicista y nuestra ecuación de Markov para una dimensión (3.1). Los parámetros para los que se han obtenido esta curva son  $r = r_N = 0,01$ ,  $\lambda = 1 \cdot 10^{-5}$  y  $C = 1000$ .

A continuación pasamos a analizar el comportamiento de nuestro modelo microscópico y de las ecuaciones de Markov asociadas para el caso de dos especies, comparando con la ecuación de L-V. Los resultados se encuentran en las gráficas (3.4), (3.5) y (3.6). Podemos observar como en todos los casos, las tres curvas coinciden perfectamente de forma que nuestro modelo microscópico y la ecuación de Markov asociada, están en perfecto acuerdo con los resultados de la ecuación de L-V.

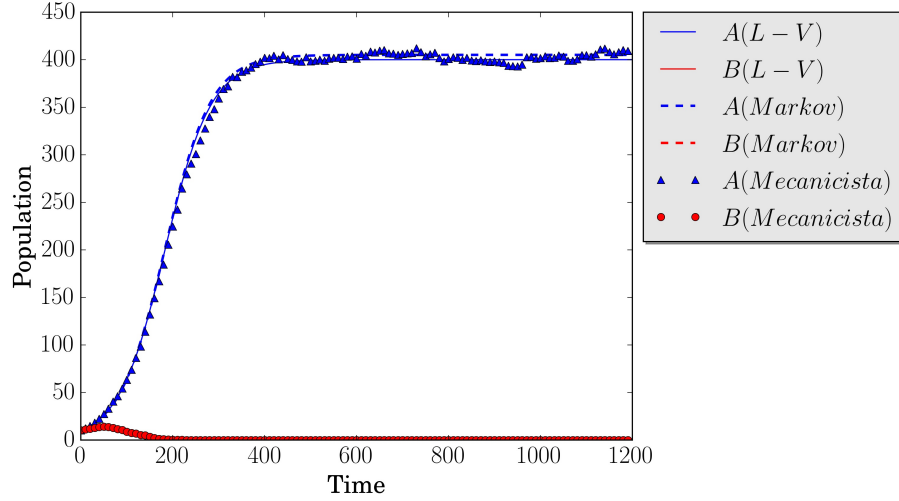


Figura 3.4: **Comparativa con el modelo L-V 1.** Podemos observar en la imagen que los tres casos coinciden y, que solo sobrevive la especie  $A$ . Los parámetros utilizados son:  $r_{A_0} = r_A = 0,02$ ,  $r_{B_0} = r_B = 0,018$ ,  $\lambda_{AA} = 5 \cdot 10^{-5}$ ,  $\lambda_{AB} = 1 \cdot 10^{-6}$ ,  $\lambda_{BA} = 5 \cdot 10^{-4}$ ,  $\lambda_{BB} = 3 \cdot 10^{-4}$ ,  $C_A = 400$  y  $C_B = 60$ .

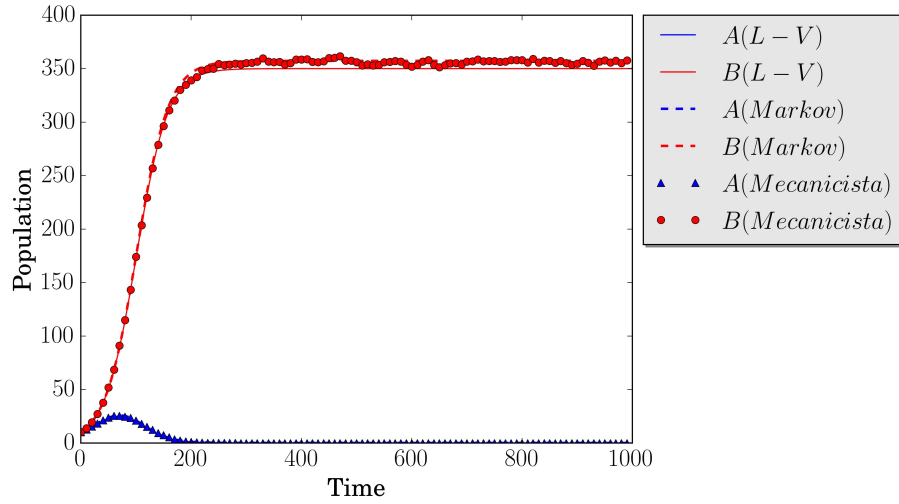


Figura 3.5: **Comparativa con el modelo L-V 2.** Podemos observar en la imagen que los tres casos coinciden y, que solo sobrevive la especie  $B$ . Los parámetros utilizados son:  $r_{A_0} = r_A = 0,03$ ,  $r_{B_0} = r_B = 0,035$ ,  $\lambda_{AA} = 5 \cdot 10^{-4}$ ,  $\lambda_{AB} = 2 \cdot 10^{-4}$ ,  $\lambda_{BA} = 1 \cdot 10^{-6}$ ,  $\lambda_{BB} = 1 \cdot 10^{-4}$ ,  $C_A = 60$  y  $C_B = 350$ .

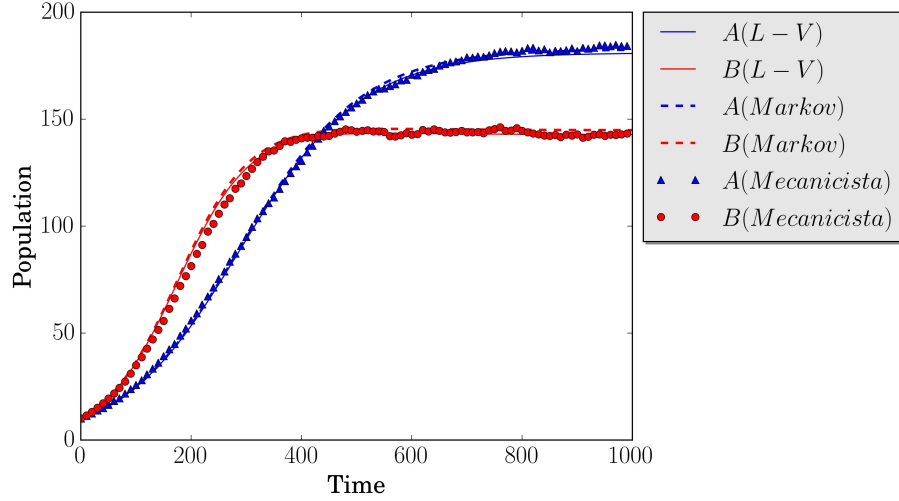


Figura 3.6: **Comparativa con el modelo L-V 3.** Podemos observar en la imagen como ambas especies sobreviven en los tres casos. Los parámetros utilizados son:  $r_{A_0} = r_A = 0,01$ ,  $r_{B_0} = r_B = 0,015$ ,  $\lambda_{AA} = 5 \cdot 10^{-5}$ ,  $\lambda_{AB} = 6,66 \cdot 10^{-6}$ ,  $\lambda_{BA} = 4 \cdot 10^{-6}$ ,  $\lambda_{BB} = 1 \cdot 10^{-4}$ ,  $C_A = 200$  y  $C_B = 150$ .

## 4. Movilidad entre subpoblaciones.

Una vez que hemos logrado formular la dinámica microscópica que da cuenta de la competición entre especies, procedemos a formular un modelo con un ingrediente nuevo: la movilidad de las especies. Considerando este ingrediente, los individuos pueden moverse entre distintas localizaciones, siendo esto un símil de lo que ocurre en la naturaleza, donde podemos encontrarnos especies animales que se desplazan o migran en búsqueda de alimento o de un emplazamiento de reproducción adecuado.

El nuevo escenario que proponemos es el siguiente, disponemos de una red en la que cada nodo contiene agentes de las dos poblaciones. Asignamos a nuestros agentes una probabilidad de reproducción intrínseca a la especie y en cada nodo les asignamos una probabilidad de muerte por encuentro, tanto con su especie como con la especie rival. En cada paso temporal la población se desplazará con una cierta probabilidad por la red, emprenderá la dinámica de competición por el alimento y seguidamente cada agente superviviente y desplazado volverá a su nodo original. Podemos observar en la figura 4.1 un esquema representativo del sistema planteado.

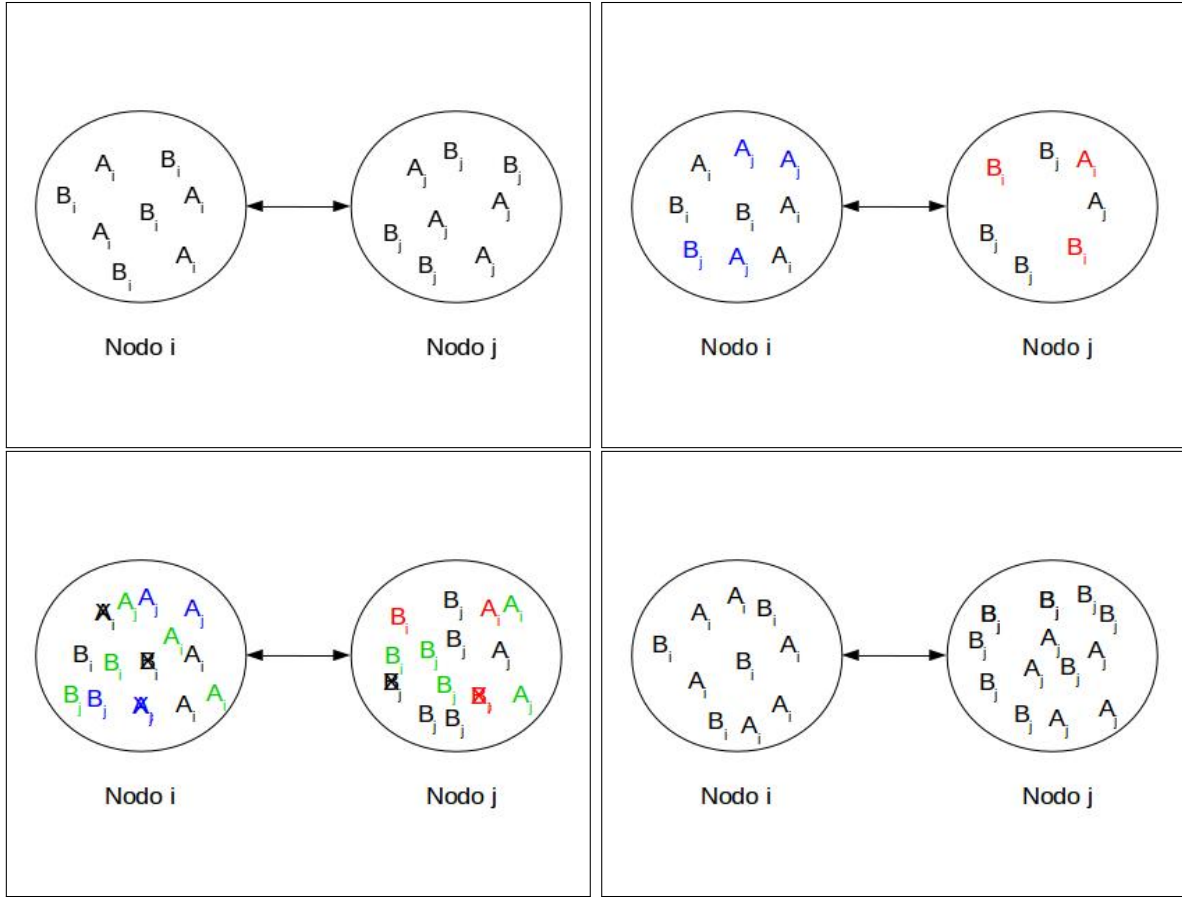


Figura 4.1: **Esquema representativo de nuestro sistema con movilidad.** En la imagen superior izquierda tenemos el nodo en el estado inicial. En la imagen superior derecha, vemos en azul los agentes del nodo  $j$  desplazados al nodo  $i$  y en rojo a los agentes del nodo  $i$  desplazados al nodo  $j$ . En la imagen inferior izquierda vemos en verde los nuevos agentes nacidos y tachados a los agentes muertos. En la ultima imagen se puede observar el estado final, en el cual todos los agentes desplazados vuelven al nodo al que pertenecen.

Para modelizar nuestro sistema contaremos con los parámetros microscópicos ya comentados de nacimiento y muerte, a los que tendremos que añadir dos parámetros nuevos. El primero es la probabilidad de que nuestro individuo cambie de nodo, a la que denominamos  $p$ . El segundo parámetro mide la capacidad que tiene un nodo de atraer agentes respecto de los nodos conectados a él y que denominamos  $R_{i \rightarrow j}$ . Es decir, la probabilidad de que estando en un nodo  $i$  que tiene varios nodos conectados con él, un individuo se desplace al nodo  $j$ .

Así el núcleo del programa para realizar estas simulaciones también es diferente al anterior, ya que tenemos que tener en cuenta diferentes tipos de encuentros. Las directrices en que lo basamos son las siguientes:

- i) Desplazamos a nuestros agentes por la red: esto se consigue calculando un número aleatorio y comparándolo con la probabilidad  $p$ . Si es mayor que la probabilidad de desplazarse, el individuo se queda en el nodo, si es menor, el individuo se desplaza a

otro nodo.

- ii) Calculamos las probabilidades de muerte de todos los nodos y de todas las especies. En este caso no solo tendremos encuentros de cada agente con todos los individuos de todas las especies que provienen de su nodo, también tendrá encuentros con los individuos que provienen de los demás nodos. Todas estas probabilidades serán función de la población en ese instante de tiempo.
- iii) Calculamos cómo varía la población en cada nodo por el método de preguntar a todos los agentes y comprobar si se reproducen, se mueren o si su estado no varía como en el caso descrito en el apartado ii) explicado en el modelo mecanicista.
- iv) Devolvemos a cada agente superviviente y su posible descendencia al nodo desde el que partió.

Nuevamente pasados  $n$  pasos de tiempo, nuestro sistema alcanzará un estado de equilibrio, siendo en este caso mucho más elevado el tiempo de cálculo.

El siguiente paso ha sido definir un sistema de ecuaciones de Markov en los que, no sólo se establezcan las mismas condiciones que en los casos anteriores, sino que se añada movilidad a los agentes. La forma general de estas ecuaciones vendrá dada por:

$$X_i^\alpha(t+1) = X_i^\alpha(t) + r^\alpha \cdot X_i^\alpha(t) - X_i^\alpha(t) \cdot [Q_i + D_i] \quad (4.1)$$

Siendo  $X_i^\alpha$  la especie considerada  $\alpha$  situada en el nodo  $i$ . Los términos  $Q_i$  y  $D_i$  son los términos que representan la parte de agentes de la especie que se queda en su nodo de origen y la parte que se desplaza a otro nodo respectivamente:

$$Q_i = (1-p) \cdot \left[ 1 - \prod_{\beta}^E (1 - \lambda_i^{\alpha\beta})^{(\tilde{X}_i^\beta(t) - \delta_{\alpha\beta})} \right], \quad (4.2)$$

$$D_i = p \cdot \sum_{j=1}^{N-1} R_{i \rightarrow j} \left[ 1 - \prod_{\beta}^E (1 - \lambda_j^{\alpha\beta})^{(\tilde{X}_j^\beta(t) - \delta_{\alpha\beta})} \right]. \quad (4.3)$$

Hemos denominado  $\tilde{X}_i^\alpha(t)$  a la población actual de cada especie en cada nodo. Hay que tener en cuenta en cada caso que tendremos poblaciones que provienen de distintos nodos y que la población original de nuestro nodo ha cambiado debido a la movilidad. Por lo tanto, debemos calcular qué población tenemos en cada momento. Obtenemos la población de agentes en cada nodo para cada instante  $t$  mediante la relación:

$$\tilde{X}_i^\alpha(t) = (1-p) \cdot X_i^\alpha(t) + p \cdot \sum_{j=1}^{N-1} R_{i \rightarrow j} X_j^\alpha(t) \quad (4.4)$$

Por simplicidad en nuestro trabajo, hemos considerado nuestra red compuesta únicamente con dos nodos como los que podemos ver en la figura 4.1. Esto es debido a que trabajar con una



red nos añade el tener que estudiar todos los parámetros de la red, como son la conectividad, la distribución de grado y un largo etcétera <sup>[14]</sup>.

El caso de estudio que hemos seleccionado es el siguiente. En los dos nodos la probabilidad de reproducción es la misma para cada especie, en particular  $r^A = r^B = 0,02$ . Sin embargo, las probabilidades de muerte por encuentro difieren en cada uno de ellos. En particular, para el nodo  $i$  tenemos  $\lambda_i^{AA} = 5 \cdot 10^{-5}$ ,  $\lambda_i^{AB} = 1 \cdot 10^{-6}$ ,  $\lambda_i^{BA} = 5 \cdot 10^{-4}$ ,  $\lambda_i^{BB} = 3 \cdot 10^{-4}$ , mientras para el nodo  $j$  tenemos  $\lambda_j^{AA} = 3 \cdot 10^{-4}$ ,  $\lambda_j^{AB} = 5 \cdot 10^{-4}$ ,  $\lambda_j^{BA} = 1 \cdot 10^{-6}$ ,  $\lambda_j^{BB} = 5 \cdot 10^{-5}$ . Con este conjunto de parámetros, y en ausencia de movilidad ( $p=0$ ), nuestro sistema tendrá a la especie  $A$  como dominante en el nodo  $i$  mientras que la especie  $B$  será dominante en el nodo  $j$ .

En este punto, realizamos simulaciones para distintos valores de  $p$ , comprobando que los resultados de nuestra ecuación de Markov y los obtenidos por la simulación de agentes coinciden, como podemos ver en las figuras (4.2), (4.3) y (4.4). El resultado que podemos observar es que, según aumenta la movilidad, se van invirtiendo los papeles de las especies en cada nodo, hasta poder observar que, si todos los agentes se desplazan, la especie superviviente es la que para  $p = 0$  era la especie extinta.

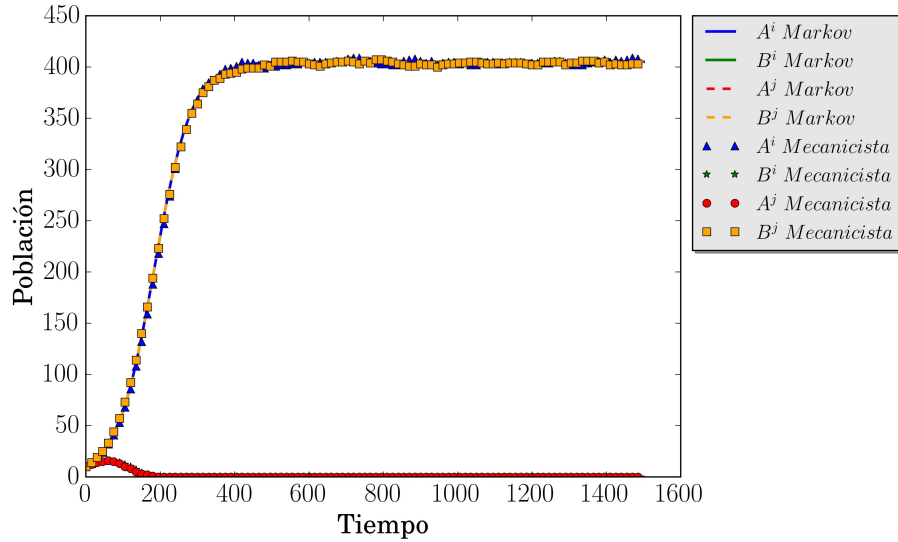


Figura 4.2: **Caso  $p = 0$ .** Este es el caso inicial donde se puede observar como una especie domina sobre la otra .Promedio realizado sobre 100 simulaciones.

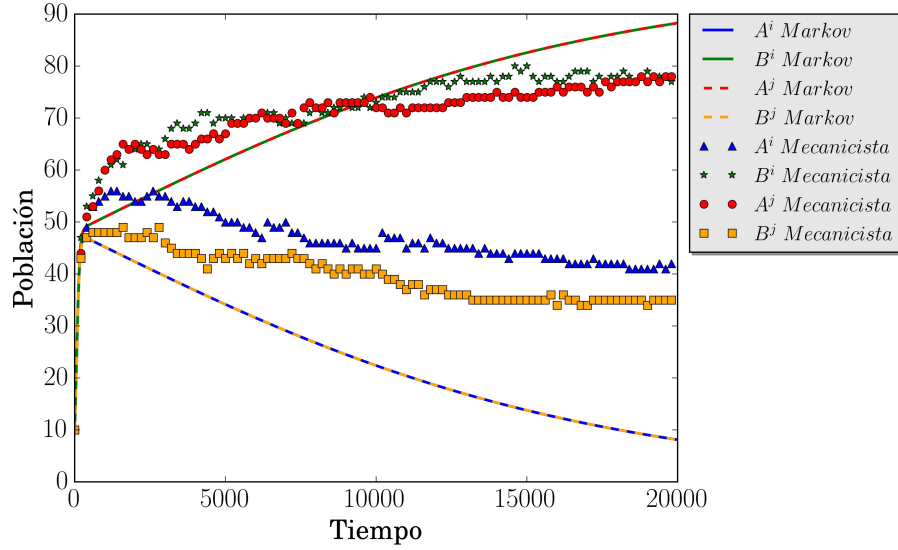


Figura 4.3: **Caso**  $p = 0,5$ . Con una movilidad de 0.5 se puede observar como varia la distribución final de poblaciones. Promedio realizado sobre 250 simulaciones.

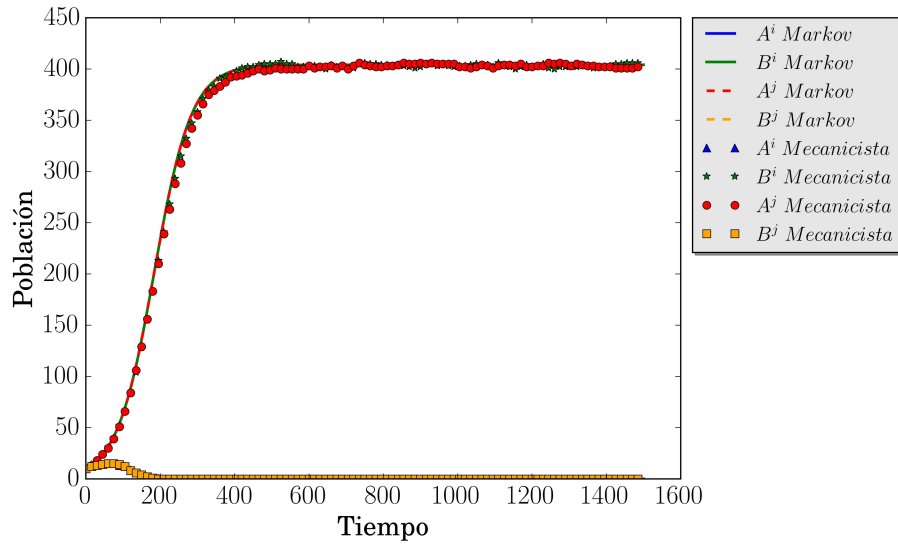


Figura 4.4: **Caso**  $p = 1$ . Con movilidad total, los resultados se intercambian. Promedio realizado sobre 100 simulaciones.

Hemos elegido este sistema porque esperábamos que imponiendo una simetría elevada en los parámetros de nacimiento y muerte, podríamos observar un nuevo resultado que sería la supervivencia de las cuatro especies debido a la movilidad. Sin embargo en nuestras simulaciones no hemos encontrado los valores de los parámetros adecuados para ello. Al ser este un estado previo de la obtención de un modelo y no haber estudiado todo el espacio de parámetros, no hemos podido encontrar la situación buscada. Queda abierta la pregunta de si, con unos valores adecuados, este caso podría observarse.

## 5. Conclusiones y aplicaciones.

A la vista de los resultados expuestos, podemos concluir que nuestro modelo microscópico representa adecuadamente el comportamiento de los sistemas descritos por los modelos logístico y de Lotka-Volterra. Asimismo, la formulación markoviana de este modelo microscópico nos ha permitido observar que las ecuaciones de los modelos logístico y de Lotka-Volterra solo son válidas en un cierto rango de parámetros. Este resultado pone de manifiesto la necesidad de formular modelos a partir de primeros principios que con ciertas aproximaciones pueden derivar en ecuaciones diferenciales.

La formulación microscópica de las interacciones de competición nos ha permitido además dar los primeros pasos hacia la formulación de un modelo metapoblacional de especies en competición. Aunque los resultados obtenidos en este último apartado no han sido sorprendentes, estamos satisfechos ya que nos permitirá en un futuro abordar el caso de una red de poblaciones.

Por último creemos que este estudio podría ampliarse teniendo en cuenta mas interacciones ecológicas, como interacciones de facilitación (o mutualismo) y depredación. Proporcionando así un modelo microscópico mas general.

# Referencias

- [1] Nowak M.A., *Evolutionary dynamics. Exploring the equations of life.*, Harvard Univerity press, (2006).
- [2] Bullmore E., Sporns O., *Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems.*, Nature Reviews, 10(3):186-98, (2009).
- [3] Sporns O., *Networks of the brain.*, MIT Press, (2010).
- [4] Pastor-Satorras R., Castellano C., Mieghem P. V. , Vespignani A., *Epidemic processes in complex networks.*, Rev. Mod. Phys., 87:925, (2015).
- [5] Malthus T.R., *An Essay on the Principle of Population.*, Oxford World's Classics reprint, (1798).
- [6] Verhulst P.F., *Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement*, Corresp. Math. Phys., 10:113-121, (1838)
- [7] Lotka A.J., *Elements of Physical Biology.*, Williams and Wilkins, Baltimore, (1925).
- [8] Volterra V., *Variazionie fluttuazioni del numero d'individui in specie animali convivent*, Mem.Acad.Lincei., 2:31–113, (1926).
- [9] Strogatz S. H., *Nonlinear Dynamics and Chaos: with application en physics, biology, chemistry and engineering* , Adisson-Wesley Publishing Company, (1994).
- [10] Krebs C.J., *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance.*, Harper and Row, (1972).
- [11] Murray J.D., *Mathematical biology.I. An introduction 3<sup>a</sup> ed.*, Springer, (2000).
- [12] Boccara N., *Modeling complex system*, Springer, (2010).
- [13] Verhulst F., *Nonlinear Differential Equations and Dynamical Systems.*, Springer, (1996).
- [14] Newman M.E.J., *Networks. An introduction*, Oxford Univerity press, (2010).